

Étude de la reproduction et du développement post-embryonnaire de *Lithobius pilicornis* Newport, 1844 (Chilopoda, Lithobiomorpha)

Antoni SERRA & Maria Carme MIQUEL

Departament de Biologia Animal, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona, Avda. Diagonal, 645
E-08028 Barcelona, Espagne

RÉSUMÉ

Dans le cadre de l'étude du développement post-embryonnaire de *Lithobius pilicornis*, un élevage de couples d'adultes a été réalisé en laboratoire afin d'obtenir des spécimens d'âge connu. Aucun des mâles n'a déposé de spermatophore mais les femelles, fécondées avant la capture, ont pondu de nombreux œufs. Ces expériences ont permis d'observer la ponte, l'éclosion, la mue et l'alimentation des stades juvéniles. Le grand nombre de larves de différents stades de développement obtenu ainsi a permis d'étudier la variabilité des caractères morphologiques. Les critères suivants ont été utilisés afin de définir les différents stades : taille, spinulation des pattes, nombre d'appendices ambulatoires, d'ocelles, d'articles antennaires, de dents du coxosternum forcipulaire, de pores coxaux et d'appendices génitaux.

ABSTRACT

Reproduction and post-embryonic development of *Lithobius pilicornis* Newport, 1844 (Chilopoda, Lithobiomorpha).

The main goal of this work was to study the post-embryonic development of *Lithobius pilicornis*. Laboratory rearing was carried out in order to provide specimens of known age. No male of the several couples reared lay spermatophores, but the females spawned numerous eggs (they were already fertilized when captured). This experiment allowed observations on the egg-laying, hatching, moulting and feeding of the juvenile stages reared in laboratory. The large number of larvae in different developmental stages obtained in this way allowed the study of the variability of their morphological features. The following characters were used in order to establish the different post-embryonic developmental stages: size, number of ambulatory appendages, ocelli, antennal articles, forcipule coxosternum teeth, coxal pores, spinulation and genital appendages.

INTRODUCTION

Le processus de développement postembryonnaire des chilopodes lithobiomorphes comporte l'existence de différents stades dont les caractères diffèrent souvent de ceux qu'on trouve chez l'adulte. Ce fait rend difficile l'identification spécifique des exemplaires non adultes.

Les auteurs intéressés, jusqu'à ce jour, par l'étude et la description des différents stades du développement post-embryonnaire des espèces appartenant à l'ordre Lithobiomorpha sont en nombre réduit. Il faut toutefois citer des auteurs comme VERHOEFF (1905), BROLEMANN

SERRA, A. & MIQUEL, M. C., 1996. — Étude de la reproduction et du développement post-embryonnaire de *Lithobius pilicornis* Newport, 1844 (Chilopoda, Lithobiomorpha). In: GEOFFROY, J.-J., MAURIÉS, J.-P. & NGUYEN DUY - JACQUEMIN, M., (eds). Acta Myriapodologica. Mém. Mus. natn. Hist. nat., 169 : 359-364. Paris ISBN : 2-85653-502-X.

(1930), MURAKAMI (1958, 1960), EASON (1964, 1970), SCHEFFEL (1969) et surtout les nombreux travaux d'ANDERSSON (1976, 1978a, 1978b, 1979, 1980, 1981a, 1981b, 1982a, 1982b, 1983, 1984a, 1984b, 1990) sur la description et la caractérisation du développement des différentes espèces de lithobiomorphes.

Dans ce travail, les caractéristiques morphologiques sont décrites pour les différents stades larvaires de *Lithobius pilicornis* Newport, 1844. Afin d'obtenir un nombre élevé d'exemplaires d'âge connu, on a fait se reproduire cette espèce en captivité, ce qui nous a permis d'observer et remarquer maints aspects de sa biologie de reproduction.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les individus de *Lithobius pilicornis* utilisés pour notre étude ont été capturés sur la Serra de Roquerols, La Pena, Poblet (Tarragona), le 1.X.1990 et le 6.IV.1992. Au cours de la collecte effectuée en 1990 on a obtenu 8♂ et 19♀, qui ont été séparés en 6 couples et 15 individus (2♂ et 13♀) isolés chacun dans une boîte en matière plastique de 12 x 8 x 6 cm, dont le fond a été recouvert avec une couche de 4-5 mm de terre humide à surface complètement lissée. Sur l'un des côtés, une lame couvre-objets a été légèrement surélevée de façon à permettre aux individus en élevage de s'y abriter. Ces boîtes ont ainsi été installées dans une chambre à 20-25°C pendant l'automne et l'hiver et à 22-26°C pendant le printemps et l'été. L'alimentation régulière des individus consistait en des larves de *Tenebrio molitor*, des petits grillons, des termites et des drosophiles ; de l'eau distillée était rajoutée afin de maintenir la terre humide. On remarque que, dans deux cas seulement, la femelle a dévoré le mâle et une seule fois le mâle a dévoré la femelle. En juin 1991, à l'exception d'un seul mâle isolé, tous les mâles étaient morts et il n'y avait donc plus aucun couple reproducteur. En ce qui concerne les femelles, seulement 8 sur 19 avaient survécu ; aucune observation en relation avec la reproduction n'avait été notée.

Le produit de la collecte de 1992 a été de 22♀, installées elles-aussi dans des conditions semblables. Toutefois, le premier substrat avait été changé, car suspecté d'avoir été la cause du taux élevé de mortalité. Le nouveau substrat utilisé a été obtenu par tamisage des premières couches du sol où les individus ont été récoltés, dans la Serra de Roquerols.

Pendant la période de mai à août 1992, de nombreux oeufs furent comptabilisés, issus des pontes effectuées par 15 des 22 ♀ de 1992 et des 3 survivantes de 1990. Il faut cependant remarquer, concernant ces dernières, qu'on n'avait détecté aucun indice de l'existence d'une ponte en 1990 et en 1991. Etant donné qu'on n'a jamais observé de spermatophores, on peut en conclure que toutes les femelles se trouvaient déjà fécondées avant leur capture.

RÉSULTATS

Reproduction

Nos connaissances sur les différents aspects de la reproduction des espèces du genre *Lithobius*, telles que la formation des couples, l'émission des spermatophores, la fécondation, la taille des pontes, l'éclosion des oeufs, la survivance de chacun des stades larvaires, etc., sont très limitées. Peu de biologistes ont essayé de reproduire des espèces de *Lithobius* en captivité ; dans ce sens il faut remarquer le travail réalisé par DEMANGE (1956) sur *Lithobius piceus gracilitarsis*, qui apporte des données intéressantes sur la biologie de cette espèce. ANDERSSON (1978a, 1981b) expose aussi brièvement la méthodologie utilisée pour réussir la reproduction de différentes espèces au laboratoire afin d'obtenir des exemplaires permettant l'étude du développement post-embryonnaire.

Le Tableau 1 donne le nombre d'oeufs pour la ponte de chacune des femelles, le nombre d'éclosions et le pourcentage de viabilité de celles-ci ainsi que les valeurs moyennes de ces paramètres.

L'énorme disparité de taille des pontes (entre 5 et 105 oeufs!) est difficilement explicable ; il faut tenir compte du fait que des oeufs ont pu échapper à notre attention car l'oothèque qui les protège est une petite boule de matériel du substrat. Il faut également remarquer que la diversité de taille des femelles indique que leur âge était sans doute différent. Dans tous les cas et avec ces conditions de reproduction en captivité, la valeur moyenne du pourcentage de viabilité des oeufs ($m = 77,53\%$) est remarquablement élevée. Elle permet de supposer que, dans certaines populations sauvages elle pourrait être plus importante, ce qui indique un taux de reproduction assez élevé.

TABEAU 1. — Dates de capture des différentes femelles ayant pondu, nombre d'oeufs, période de ponte, nombre d'éclosions et taux de survie à l'éclosion (%). \bar{m} désigne les valeurs moyennes.

TABLE 1. — Catch dates of females showing egg deposition, number of eggs, egg-laying period, hatching, survival rate (%). \bar{m} = mean data.

♀	Récolte	Oeufs	Ponte (1992)	Éclosion	%Viabilité
1	1.X.1990	30	Juillet	29	96,67
2	1.X.1990	24	Mai-Juillet	17	70,83
3	1.X.1990	26	Mai	23	88,46
4	6.IV.1992	45	Juin-Août	13	28,89
5	6.IV.1992	105	Juin-Août	65	61,90
6	6.IV.1992	105	Juin-Juillet	78	74,29
7	6.IV.1992	30	Juillet	21	70,00
8	6.IV.1992	6	Juillet	5	83,33
9	6.IV.1992	14	Juin-Juillet	6	42,86
10	6.IV.1992	41	Juin-Août	27	65,85
11	6.IV.1992	66	Juillet-Août	55	83,33
12	6.IV.1992	32	Juin-Juillet	31	96,87
13	6.IV.1992	6	Juin	6	100,00
14	6.IV.1992	7	Juillet	5	71,43
15	6.IV.1992	17	Juin-Juillet	16	94,12
16	6.IV.1992	45	Juin-Juillet	39	86,67
17	6.IV.1992	10	Juillet	8	80,00
18	6.IV.1992	5	Juin	5	100,00
		$\bar{m} = 34,11$		$\bar{m} = 24,94$	$\bar{m} = 77,53$

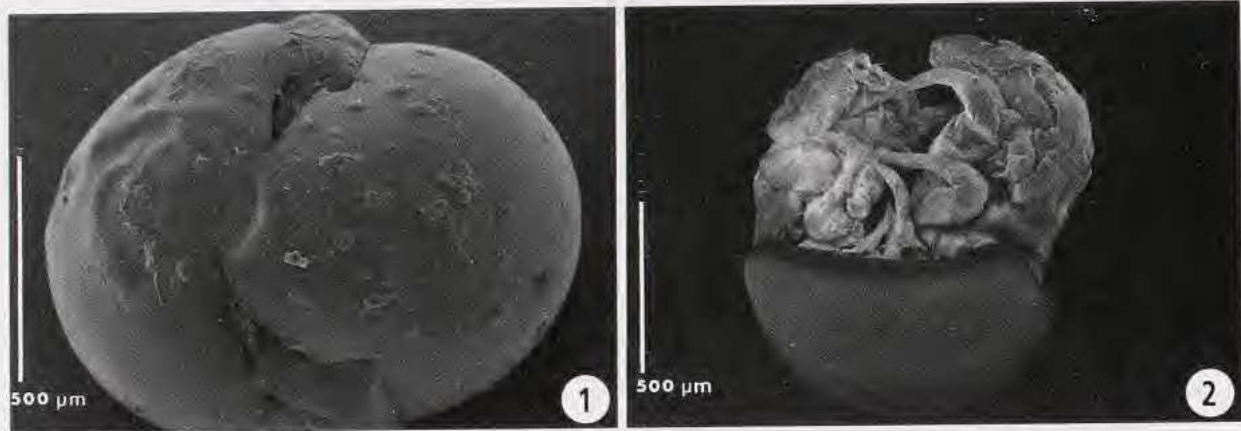
En diverses occasions, nous avons pu observer la ponte des oeufs par certaines femelles, ce qui nous a permis d'enregistrer ce processus sur une cassette-vidéo. Le mécanisme observé est très semblable à celui décrit par DEMANGE (1956). La femelle soutient l'oeuf avec les valves anales et les éperons gonopodiaux ; les gonopodes, très turgescents, donnent à l'oeuf un mouvement de rotation en lui évitant tout contact avec le sol. Les ongles apicaux des gonopodes sont utilisées pour arracher les petites particules du sol et les coller à la surface de l'oeuf qui se trouve totalement imprégné d'une sécrétion visqueuse jusqu'à la formation de l'oothèque en forme de boule de boue. Cette dernière, sphérique, est remarquablement différente de celle de *Lithobius piceus gracilitarsis*, laquelle est de forme lenticulaire avec un gonflement au centre ; ce fait indique que la forme de l'oothèque est spécifique. La durée de la ponte varie entre une heure et demie et deux heures et se termine quand l'oothèque est abandonnée au sol.

Nous avons isolé dans de petites boîtes munies du même substrat les oeufs qui viennent d'être pondus, ce qui a permis d'observer et d'enregistrer l'éclosion, au bout de 24 à 32 jours. Certains de ces oeufs ont été délicatement déshabillés de l'oothèque protectrice, ce qui a permis, par transparence, d'observer l'embryon, qui reste d'abord immobile et ne montre quelques mouvements qu'au moment de la naissance.

L'éclosion débute lorsque se produit la cassure des deux couches qui forment l'oeuf (Figs. 1 et 2), une couche externe plus épaisse et une autre interne plus fine, à travers une ligne medio-équatoriale. La tête est la première partie du corps qui sort de l'oeuf ; les antennes sont maintenues entre les forcipules de façon à rester dirigées vers l'arrière, repliées sur la partie ventrale du corps. Avec beaucoup d'efforts, la larve commence à extraire les premiers segments du corps, et dès que quelques-unes des premières paires de pattes sont libérées, le petit *Lithobius* les utilise pour libérer le reste du corps beaucoup plus rapidement. La nouvelle larve est très active dès qu'elle se sent libérée; cependant, dans aucun cas elle ne se nourrit, comme nous avons pu le constater. La durée du processus de la naissance : cassure de l'oeuf, jusqu'à l'abandon de celui-ci par la larve, est de 1,5 à 2 heures.

Au bout de deux ou trois jours, la larve subit une première mue, qui a été également enregistrée sur cassette-vidéo. Le début du rejet de l'ancienne cuticule commence avec sa rupture

au niveau du sillon frontal de la région antéro-dorsale de la tête, immédiatement en arrière de celle-ci et ce sont les premiers articles des antennes qui apparaissent les premiers à l'extérieur. L'exuvie se replie progressivement jusqu'à la partie postérieure du corps et, simultanément, tout le corps sort de celle-ci ; l'extraction des antennes est sans doute la partie plus longue et la plus laborieuse du processus. A la fin de la mue, qui dure de 60 à 90 minutes, la nouvelle larve abandonne sa vieille cuticule ; elle y reviendra plus tard pour la dévorer. Il faut signaler qu'à partir du moment où la larve sort de sa vieille cuticule, elle passe beaucoup de temps à nettoyer ses antennes avec les maxilles et en s'aidant des forcipules pour les soutenir ; on remarque également que cette nouvelle larve est très active et qu'elle se nourrit de petits invertébrés tels que des enchytréides et des collembolés.



FIGS 1-2. — 1 : oeuf avec la ligne de cassure médio-équatoriale. 2 : larve sortant de l'oeuf.
 FIGS 1-2. — 1: egg with medio-equatorial broken line. 2: hatching larva.

Le nombre de jours qui sépare deux mues successives, c'est-à-dire la durée de chacun des stades larvaires, est donnée ci-après ; la terminologie utilisée est celle d'ANDERSSON (1976, 1978a) :

Oeuf (24-32j.) → L0 (2-3j.) → LI (4-8j.) → LII (6-8j.) → LIII (39-44j.) → LIV (28-32j.) → PL

Description des larves

A partir des larves obtenues en captivité et dont l'âge est connu, on a pu étudier les variations des principales caractéristiques morphologiques de chacun des stades. Elles sont exposées dans le Tableau 2 ; les nombres entre parenthèse qui suivent le nombre de paires de pattes indique les paires de bourgeons pour chaque stade ; les valeurs de la longueur du corps d'une part, de la longueur et de la largeur de la tête d'autre part, sont exprimées en millimètres.

TABLEAU 2. — Principaux caractères morphologiques des stades larvaires (L0 à LIV) et du premier stade post-larvaire (PL).
 TABLE 2. — Main morphological features of the larval stages (L0 to LIV) and the first post-larval stage (PL).

	L0	LI	LII	LIII	LIV	PL
Pattes	7	7(1)	8(2)	10(2)	12(3)	15
Tergites	8	8	9	11	13	15
Antennes	7+7	11+11	14+14	17+17	20+20	23-27
Ocelles	2	3	3	3	4-5	5-6-7
Cox. forcip.	-	2+2(3)	3+3	3+3	3+3	3+3
VmH	-	-	-	-	-	P.15
Long. corps	2,96-3,63	2,66-2,98	4,13-4,27	4,19-4,62	4,60-4,71	5,54
Long. tête	0,43-0,50	0,39-0,44	0,62-0,63	0,65-0,68	0,74-0,78	0,83
Larg. tête	0,58-0,68	0,50-0,52	0,62-0,65	0,67-0,74	0,74-0,76	0,82

Dans le Tableau 3 la spinulation des pattes est exposée pour chacun des stades larvaires. Pour chaque épine sont indiquées sa limite antérieure (première paire de pattes où elle apparaît) et sa limite postérieure (dernière paire de pattes qui la présente), séparées par un tiret. Dans le cas où l'une ou l'autre de ces limites varie selon les individus, les paires de pattes-limite (qu'elles soient antérieure ou postérieure), sont séparées par une virgule ; quand l'une de ces paires est plus fréquente, elle est indiquée en gras. Dans le premier stade post-larvaire, il y a une grande variabilité pour les limites de la majorité des épines, la plus variable étant la DmP qui se trouve en séries continues (7-12, 8-12, 8-14, 7-15, 8-15, 10-15) ou qui apparaît de façon irrégulière sur certaines pattes (6, 8, 10, 11, 12 ; 11, 12 ; 9, 10). On remarque aussi que l'épine VmH, caractéristique de *Lithobius pilicornis*, apparaît au stade post-larvaire (PL), le premier stade où l'on trouve la paire de pattes 15, chez tous les exemplaires.

TABLEAU 3. — Spinulations des stades larvaires (LO à LIV) et du premier stade post-larvaire (PL).
TABLE 3. — Diagram of spinulation of the larval stages (LO to LIV) and the first post-larval stage (PL).

	LO	LI	LII	LIII	LIV	PL
DmP	-	-	-	-	8-10	6...15
DpP	-	-	-	-	4,6,7,8-10	2,3,6-9,12,15
DaF	1-3,4,5	1-7	1-8	1,4-8	2,5,6,7-8,10,11	1,2,3,5-10,11,12,13
DpF	-	-	-	-	7,8,9-10	2,3,4,5-12,14,15
DaT	1-7	1,5-7	1-8	1-9,10	1,2,3,5-7,8,9,10	1,2,4-10,11,12
DpT	-	-	-	-	-	6,7,8,9,-12,13,14
VmH	-	-	-	-	-	15
Vmtr	-	-	-	-	-	13,15
VaP	-	-	-	-	-	15/13-15
VmP	-	-	-	1,4,8-10	1,2-12	1-15
VpP	-	-	-	-	-	12,14-15
VaF	-	-	-	-	-	4,5,6,8,9-12,14,15
VmF	1,2-7	1,2-7	1-8	1,5-10	1-12	1-15
VmT	1-7	1-7	1-8	1-10	1-12	1-13,14,15

RÉFÉRENCES

- ANDERSSON, G., 1976. — Post-embryonic development of *Lithobius forficatus* (L.), (Chilopoda: Lithobiidae). *Ent. scand.*, **7** : 161-168.
- ANDERSSON, G., 1978a. — An Investigation of the Post-Embryonic Development of the Lithobiidae. Some Introductory Aspects. *Abh. Verh. naturwiss. Ver. Hamburg, (NF)*, **21/22** : 63-71.
- ANDERSSON, G., 1978b. — Post-embryonic development of *Lithobius erythrocephalus* C. L. Koch (Chilopoda: Lithobiidae). *Ent. scand.*, **9** : 241-246.
- ANDERSSON, G., 1979. — On the use of larval characters in the classification of Lithobiomorph Centipedes (Chilopoda, Lithobiomorpha). In : M. CAMATINI, *Myriapod Biology*. London, Academic Press : 73-81.
- ANDERSSON, G., 1980. — Post-embryonic development of *Lithobius melanops* Newport (Chilopoda: Lithobiidae). *Ent. scand.*, **11** : 225-230.
- ANDERSSON, G., 1981a. — Post-embryonic development and geographical variation in Sweden of *Lithobius crassipes* L. Koch (Chilopoda: Lithobiidae). *Ent. scand.*, **12** : 437-445.
- ANDERSSON, G., 1981b. — Taxonomical studies on the post-embryonic in Swedish Lithobiomorpha (Chilopoda). *Ent. scand.*, **Suppl. 16** : 105-124.
- ANDERSSON, G., 1982a. — Post-embryonic development of *Lithobius calcaratus* C. L. Koch (Chilopoda: Lithobiidae). *Ent. scand.*, **13** : 435-440.
- ANDERSSON, G., 1982b. — Post-embryonic development of *Lithobius microps* Meinert (Chilopoda: Lithobiidae). *Ent. scand.*, **13** : 89-95.
- ANDERSSON, G., 1983. — Post-embryonic development of *Lithobius curtipes* C. L. Koch (Chilopoda: Lithobiidae). *Ent. scand.*, **14** : 387-394.
- ANDERSSON, G., 1984a. — Post-embryonic development of *Lithobius tenebrosus fennoscandius* Lohmander (Chilopoda: Lithobiidae). *Ent. scand.*, **15** : 1-7.

- ANDERSSON, G., 1984b. — Post-embryonic development of *Lamyctes fulvicornis* Meinert (Chilopoda: Henicopidae). *Ent. scand.*, **15** : 9-14.
- ANDERSSON, G., 1990. — About the duration of the different stadia in the post-embryonic development of some Lithobiomorph species. In : A. MINELLI, *Proceedings 7th Intern. Congr. Myriapodology*. Leiden, Brill : 323-335.
- BROLEMANN, H. W., 1930. — *Éléments d'une Faune des Myriapodes de France*. *Chilopodes*. [Faune Fr., **25**], Paris, P. Lechevalier : 1-405.
- DEMANGE, J. M., 1956. — Contribution à l'étude de la biologie, en captivité, de *Lithobius piceus gracilitarsis* Bröl. (Myriapode-Chilopode). *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, 2e sér., **28** : 388-393.
- EASON, E. H., 1964. — *Centipedes of the British Isles*. London, F. Warne & Co Ltd, 294 pp.
- EASON, E. H., 1970. — The Chilopoda and Diplopoda of Iceland. *Ent. Scand.*, **1** : 47-54.
- MURAKAMI, Y., 1958. — The life-history of *Bothropolys asperatus* (L. Koch). *Zool. Mag. Tokyo*, **67** : 217-223.
- MURAKAMI, Y., 1960. — Postembryonic development of the common Myriapoda of Japan. V: *Lithobius pachypedatus* Takakuwa (Chilopoda, Lithobiidae). 3. Variation in the number of articles of antennae and coxal pores. *Zool. Mag. Tokyo*, **69** : 167-170.
- SCHEFFEL, 1969. — Untersuchungen über die hormonale Regulation von Häutung und Anamorphose von *Lithobius forficatus* L. (Myriapoda, Chilopoda). *Zool. Jb. Physiol.*, **74** : 436-505.
- VERHOEFF, K. W., 1905. — Über die Entwicklungsstufen der Steinläufer, Lithobiiden, und Beiträge zur Kenntnis der Chilopoden. *Zool. Jb.*, **Suppl. 8** : 195-298.